Populationsökologische Untersuchungen an Widderchenpopulationen der Schwäbischen Alb bei Blaubeuren (Lepidoptera: Zygaenidae)

Boris KREUSEL und Jürgen BÖHMER

Dipl.-Biol. Boris KREUSEL, Hans-Thoma-Straße 58, D-75196 Remchingen

Dr. Jürgen BÖHMER, Institut für Zoologie, Universität Hohenheim, Garbenstraße 30, D-70593 Stuttgart

Zusammenfassung: In den Jahren 1993/94 wurden Vorkommen von Rotwidderchen (Gattung *Zygaena*) im Raum Blaubeuren/Schelklingen (Landkreis Ulm-Ehingen, MTB-Nr. 7624) kartiert. Insgesamt wurden 9 der 13 in Baden-Württemberg vorkommenden Rotwidderchenarten und eine Grünwidderchenart (Gattung *Adscita* [= *Procris*]) nachgewiesen: *Zygaena viciae, Z. filipendulae, Z. loti, Z. carniolica, Z. transalpina, Z. purpuralis, Z. minos, Z. lonicerae, Z. osterodensis* und *Adscita geryon*. Es wurde eine verinselte Lage der Widderchenbiotope festgestellt. Um Ergebnisse zur Populationsökologie und zum Biotopverbund von Rotwidderchen zu erhalten, wurde in der Flugsaison 1994 ein ausgewählter Teil der zuvor kartierten Widderchenpopulationen unter Anwendung einer Fang-Markierung-Wiederfang-Methode untersucht, wobei insgesamt mehr als 2000 Widderchen individuell markiert wurden. Für die fünf ersten der oben genannten Widderchenarten ergab sich eine ausreichende Anzahl an Fang- und Wiederfangbeobachtungen, die eine weitere statistische Auswertung der Wiederfangdaten ermöglichte. Die Wiederfangraten wurden wie folgt bestimmt: *Z. carniolica*: 57,3 %, *Z. filipendulae*: 44,8 %, *Z. loti*: 36,7 %, *Z. viciae*: 21,9 %, *Z. transalpina*: 19,6 %. Die Widderchenbiotope waren durch mehrfache Individuenaustausche miteinander verbunden. Die ermittelten Austauschraten zwischen den Untersuchungsflächen wurden für *Z. carniolica* mit 7,6 %, *Z. filipendulae* 6,5 %, *Z. loti* 3,9 % und *Z. viciae* 1,6 % der ein- oder mehrmals wiedergefangenen Tiere ermittelt. Folgende überflogene Maximaldistanzen wurden beobachtet: *Z. filipendulae* 3300 m, *Z. loti* 2400 m, *Z. carniolica* 1900 m, *Z. viciae* 1200 m. Die Populationen wurden darüber hinaus auf nachfolgende Charakteristika untersucht: Populationsgrößen, Geschlechterverhältnis, Fortpflanzungsstrategien, individuelle Lebenserwartung, Verweildauer, Flugspannen, Nektarpflanzenwahl, ökologische Einnischung.

Studies on the population ecology of burnet moths on the Schwaebische Alb near Blaubeuren (Lepidoptera: Zygaenidae)

Abstract: In 1993 all habitats of burnet moths in an area around Blaubeuren-Schelklingen (Schwaebische Alb, Baden-Wuerttemberg, SW Germany) were mapped. Altogether one forester species (Procridinae: *Adscita geryon*) and 9 species of burnets (Zygaeninae) have been found: *Zygaena viciae, Z. filipendulae, Z. loti, Z. carniolica, Z. transalpina, Z. purpuralis, Z. minos, Z. loni-*

cerae, and *Z. osterodensis*. All burnet habitats can be characterized as small islands of dry grassland in different stages of succession. These habitats are spread over the whole study area (extension 30-40 km²). In 1994, adults of the more abundant species (*Z. filipendulae, Z. carniolica, Z. loti, Z. viciae*, and *Z. transalpina*) were studied in a representative section of this area covering about 10 km² by using a mark-release-recapture method. Altogether more than 2000 burnets were marked. The recapture-rates were determined as following: *Z. filipendulae:* 44.8 %, *Z. carniolica:* 57.3 %, *Z. loti:* 36.7 %, *Z. viciae:* 21.9 %, and *Z. transalpina:* 19.6 %. The daily population sizes, which were used to estimate the total population sizes of each species in each habitat, were calculated according to JOLLY-SEBER (in BEGON 1979) based on recapture data. Total population sizes calculated varied between fewer 10 and several hundred individuals, only *Z. viciae* reached a population size of about 3500 individuals in one habitat. For the abundance habitat quality was more important than its size. All burnet-moth species studied showed a sex-ratio of about 60:40 (♂♂:♀♀). The sex-ratio was discontinuous and can be described as proterandry. The species reached an individual age of at least 2.5 to 3 weeks under field conditions, on average they lived just between 3.9/3.8 days for ♂♂/♀♀ of *Z. filipendulae* and 6.4/5.6 days for *Z. viciae*. The average of the individual live span was smaller for ♀♀ than for ♂♂. For the study area, the phenology of the species can be characterized according to the starting time of the flight period as early-summer (*Z. minos, Z. purpuralis, Z. viciae, Z. loti*), mid-summer (*Z. filipendulae, Z. carniolica*) and late-summer species (*Z. transalpina*). The burnet species agreed in time of appearence with their most important nectar flowers. All burnets prefered bluish-purple flowers with compound flowerheads. Early-summer species visited a greater variety of flower species than mid- or late-summer species. Individual exchanges of burnet moths between the fragmented habitats were observed at a rate of 7.6 % for *Z. carniolica*, 6.5 % for *Z. filipendulae*, 3.9 % for *Z. loti*, and 1.6 % for *Z. viciae*, according to the percentage of recaptured individuals. The maximum distances flown were calculated as 3.3 km for *Z. filipendulae*, 2.4 km for *Z. loti*, 1.9 km for *Z. carniolica*, and 1.2 km for *Z. viciae*. Future planning of conservation measures must take into account aspects of the minimum viable population size and habitat networks to avoid a total regional or national loss of isolated lepidopteran populations.

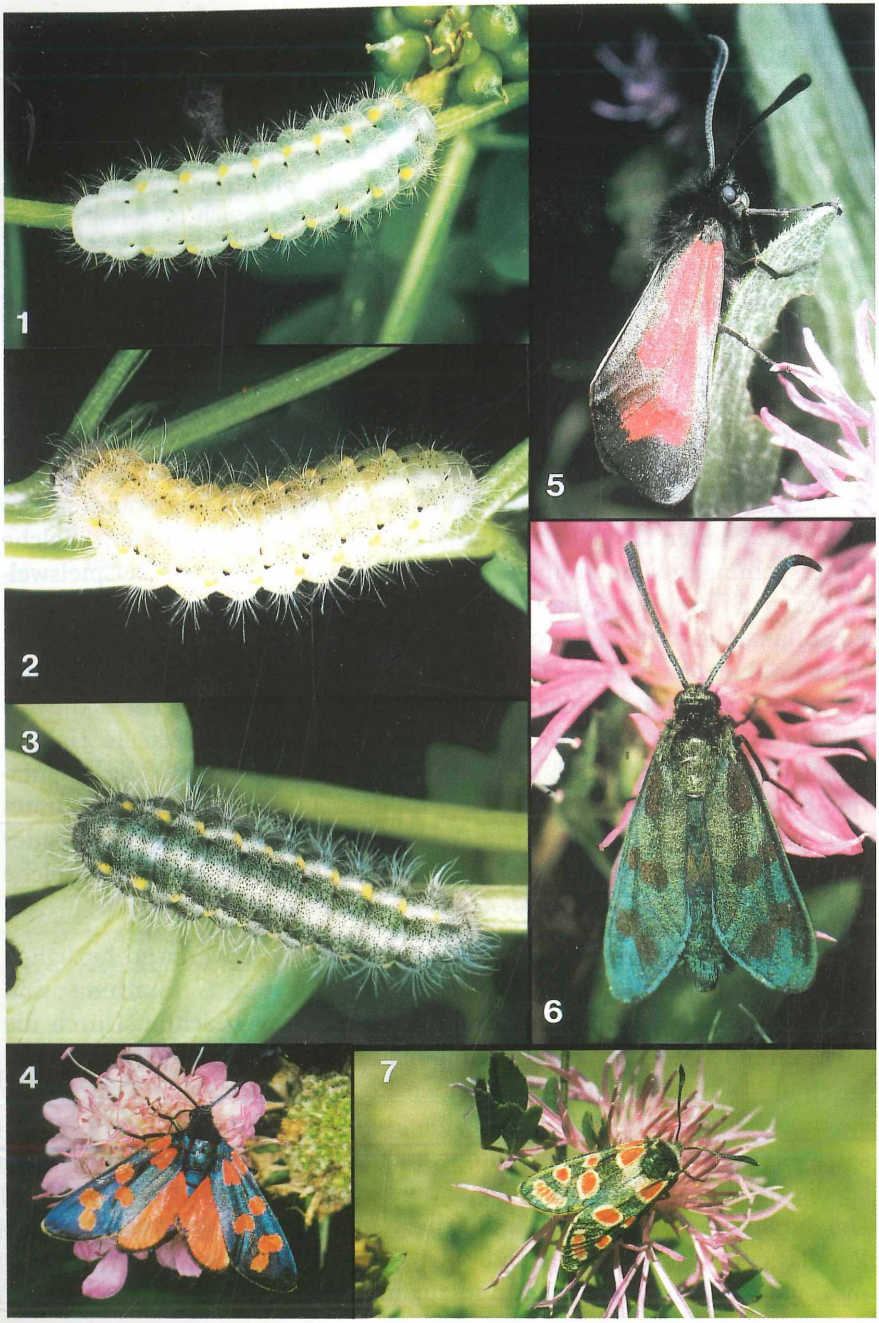
Einleitung

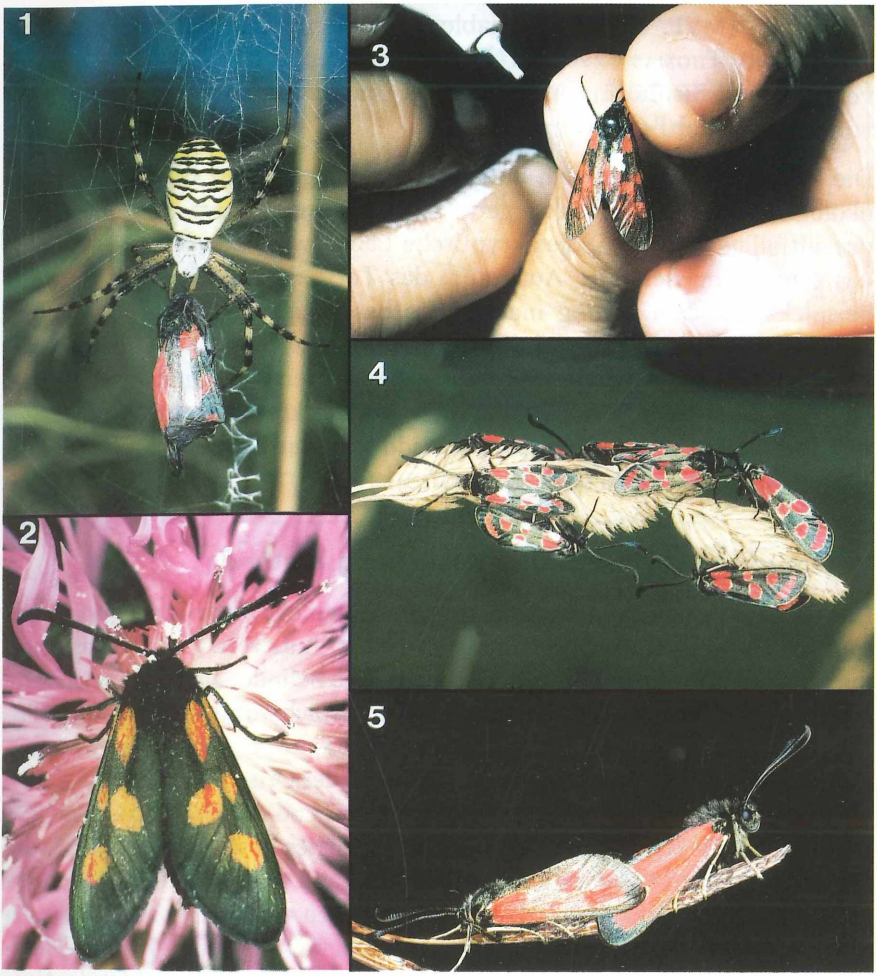
Die Rotwidderchen (Gattung *Zygaena*) zeichnen sich durch Standorttreue und eine enge Bindung an Umweltbedingungen aus (HOFMANN in EBERT 1994). Diese Eigenschaften prädestinieren Rotwidderchen geradezu als Bioindikatoren für faunistische Zwecke. Der stenöke Charakter dieser Gruppe bedingt jedoch andererseits auch deren erhöhte Gefährdung (HOFMANN in EBERT 1994). Von 14 aus Baden-Württemberg nachgewiese-

nen Rotwidderchenarten (nachfolgend vereinfacht Widderchen genannt) werden derzeit 12 Arten in der „Roten Liste" Baden-Württembergs (EBERT 1991) aufgeführt. Eine Art davon – *Z. cynarae* – ist bereits in Baden-Württemberg ausgestorben, für zwei weitere äußerst kritisch gefährdete Arten – *Z. angelicae elegans* und *Z. fausta* – wurden inzwischen Soforthilfeprogramme eingeleitet, um sie vor dem gleichen Schicksal zu bewahren.

Das Erstellen und Umsetzen von Schutzmaßnahmen setzt gute Kenntnisse zur Ökologie einer Tiergruppe voraus. Erfreulicherweise wurde auf diesem Gebiet durch die Grundlagenwerke „Die Schmetterlinge Baden-Württembergs" (EBERT 1991, 1994, 1997) bereits sehr wertvolle und richtungweisende Arbeit geleistet. Umfangreiche populationsökologische Untersuchungen an ausgewählten Schmetterlingsgruppen ergänzen dieses Grundwissen. Aufgrund des hohen Arbeitsaufwandes solcher Studien werden sie allerdings nur selten durchgeführt; für den angewandten Naturschutz können sie jedoch wichtige Entscheidungshilfen liefern. Solche Untersuchungen können uns Ergebnisse zur Population wie beispielsweise deren Größe, den Abundanzen, den Geschlechterverhältnissen und Fortpflanzungsstrategien, der Lebensdauer der Tiere und der innerartlichen Konkurrenz liefern. Des weiteren können Wechselbeziehungen der Population zu ihrem Lebensraum untersucht werden. So werden Antworten auf Fragen zu Anpassung und Nutzung von Ressourcen im Habitat möglich. In gleicher Weise können Fragen über das Niveau der Population hinaus beantwortet werden, so zum Beispiel zu den Koexistenzstrategien von Konkurrenzarten sowie Wechselbeziehungen zu Feinden oder Umweltbedingungen. Die Ökologie einer Population kann durch solche Untersuchungen auf verschiedenen Ebenen beleuchtet werden.

Äußerst wenig wissen wir gleichfalls über den Biotopverbund bezüglich Schmetterlingspopulationen. Seine Bedeutung bei Gefährdung und Schutz von Schmetterlingen wurde bisher zuwenig beachtet. Durch die fortwährende Lebensraumzerstörung nahm der Bestand vieler Arten drastisch ab. Die verbliebenen, oft kleinen Restpopulationen sind durch das sie umgebende lebensfeindliche Umland einer erhöhten Isolation ausgesetzt. Diese Isolation der Teilbiotope bedingt fortlaufende Inzuchtprozesse, die für den Genbestand einer Population sehr schädlich sein können. Um dem entgegenzuwirken, sind Individuenaustausche mit benachbarten Populationen dringend notwendig. In diesem Kontext werden Fragen zu maximalen Verbunddistanzen und zur minimalen lebensfähigen Popula-


1
2
3
4
5
6
7



Tafel 1 (links). **Abb. 1–3:** Drei verschieden gefärbte Raupen von *Z. viciae* im letzten Häutungsstadium. **Abb. 4:** *Z. transalpina* an *Knautia arvense* saugend. **Abb. 5:** *Z. minos* oder *Z. purpuralis*? Eine sichere Unterscheidung ist nur über eine Genitaluntersuchung möglich. **Abb. 6:** Freilandaufnahme der seltenen schwarzen Form von *Z. filipendulae* (f. *chrysanthemi*). **Abb. 7:** *Z. carniolica* auf *Centaurea jacea*.

Tafel 2 (oben). **Abb. 1:** *Argiope bruennichi* beim Verzehr eines markierten Widderchens. **Abb. 2:** Gelb-rot gemischte Form von *Z. viciae*. **Abb. 3:** Markierung eines Widderchens (*Z. filipendulae*) mit einem extrafeinen weißen Lackstift. Hält man die Tiere vorsichtig an den Fühlern zwischen Daumen und Zeigefinger, so stellen sie sich tot und sind daher leicht zu markieren. **Abb. 4:** Gemeinschaft von *Z. carniolica* auf einem Grashalm, auf dem sie die vorherige Nacht verbrachten. **Abb. 5:** Kopula von *Z. loti*. Bei dieser sexualdimorphen Art (die Weibchen sind heller beschuppt und besitzen eine doppelte weiße „Halskrause") zeigt hier das Männchen rot überflossene Vorderflügel, die roten Flügelmakel sind hier nicht mehr zu trennen.

tionsgröße (MVP, Minimum Viable Population sizes, vergleiche Hovestadt 1990, Thomas 1990) laut. Die Antworten auf Fragen zum Biotopverbund sind für die Ausarbeitung und Umsetzung von Schutzstrategien von wesentlicher Bedeutung.

Die Widderchen bieten sich aufgrund ihrer Eigenarten für populationsökologische Untersuchungen geradezu an. Ihre relative Standorttreue, das auffällige Aussehen, die akryptische Lebensweise, ihre geringe Scheu, das oftmals massenhafte Auftreten, das Totstellen bei Berührung oder beispielsweise Markierung machen sie besonders geeignet für Wiederfanguntersuchungen. Durch die durchschnittlich hohe Gefährdung der Widderchenarten sind die Ergebnisse der Untersuchungen hinsichtlich der Erstellung von Schutzmaßnahmen von direktem Anwendungsbezug. Vergleichbare Untersuchungen an Widderchenarten liegen aus Baden-Württemberg bisher nicht vor.

Untersuchungsgebiet und Untersuchungsmethode

Das Untersuchungsgebiet der 1994 im Rahmen eines Projektes der Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe, zum Naturschutzwert von Steinbrüchen durchgeführten populationsökologischen Studie befindet sich auf der Mittleren Flächenalb bei Blaubeuren, etwa 20 km westlich von Ulm/Donau (MTB-Nr. 7624). Das Kerngebiet, in dem die Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchung durchgeführt wurde, umfaßte einen Teil der Ortschaft Schelklingen sowie die Orte Sotzenhausen, Steinefeld, Pappelau und den Steinbruch Vohenbronn (Abb. 1). Die Gesamtfläche des Kerngebietes betrug etwa 10 km², die auf Widderchenvorkommen kartierte Fläche ca. 30–40 km². Die für die Untersuchung ausgewählten Widderchenhabitate waren zwischen 0,14 und 3,2 ha groß. Vegetationskundlich ließen sich die Habitate als Mesobrometen (Halbtrockenrasen) im weiteren Sinne charakterisieren. Durch die fehlende Nutzung sind diese allesamt brachliegenden Flächen einer fortschreitenden Sukzession ausgesetzt. Große Teile von einigen der untersuchten Flächen waren bereits mit dichtem Buschwerk überwuchert. Die Widderchenhabitate wurden auch von einer Vielzahl anderer Schmetterlingsarten als Lebensräume genutzt. Im Kerngebiet wurden trotz detaillierter Kartierung keine weiteren vergleichbaren Widderchenvorkommen gefunden. Durch die intensive land- und forstwirtschaftliche Nutzung des Umlandes sind die auf das gesamte Kerngebiet verteilten Widderchenflächen räumlich isoliert, sie lagen zum Teil mehrere Kilometer auseinander.

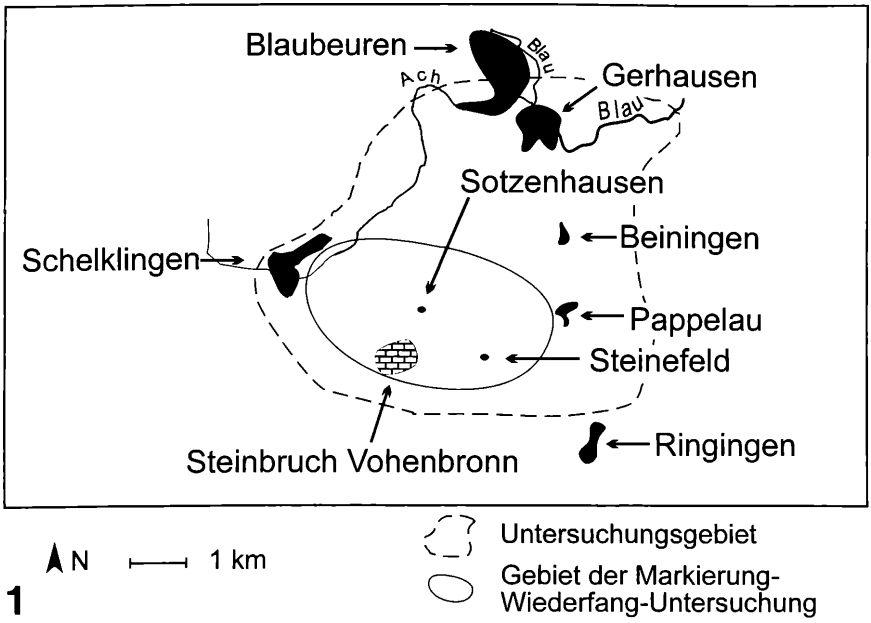


Abb. 1: Skizze des Untersuchungsgebiets ca. 20 km westlich von Ulm/Donau.

Zur Untersuchung der populationsökologischen sowie der Aspekte zum Biotopverbund kam im wesentlichen eine Fang-Markierung-Wiederfang-Methode zum Einsatz. Hierbei wurde den Widderchen mit einem weißen, extrafeinen Lackstift ein Punktcode auf die Vorderflügeloberseite aufgetupft. Der Punktcode war so aufgeteilt, daß codierte Informationen zum Markierungsdatum, -ort und der Individuennummer auch im Gelände problemlos übersetzt werden konnten (Methodik siehe KREUSEL & BÖHMER in Vorber.) Durch regelmäßige Kontrollgänge wurde der Flugzeitbeginn der Widderchenarten exakt abgepaßt und die Untersuchungen ohne Unterbrechung bis zum letzten Flugtag durchgeführt. Nach einem festen Zeitplan wurden Markierungen und Wiederfänge jeweils im zweitägigem Rhythmus unter gleichen Arbeitsbedingungen durchgeführt (genaue Beschreibungen verschiedener Fang-Markierung-Wiederfang-Methoden sowie deren Voraussetzungen finden sich zum Beispiel in SOUTHWOOD 1978, BEGON 1979; siehe auch MÜHLENBERG 1993). Die Beobachtungen der jeweiligen Begehungen wurden für jedes Tier in speziellen Wiederfang- und Markierungsbögen zusammen mit Parametern wie Uhrzeit, Bewölkung, Temperatur, Wind sowie individuenspezifischen Informationen wie

zum Beispiel Geschlecht, Abnutzungszustand der Flügel, Milbenbesatz, Geselligkeit, Aufenthaltsort, Lichtverhältnisse der Fundstelle, Art, Höhe und Farbe der besuchten Blüte, Verhalten und anderes festgehalten.

Die Auswertung der so gewonnenen Daten erfolgte mit einem Tabellenkalkulationsprogramm auf einem Personal Computer. Aufgrund der großen Anzahl an markierten und wiedergefangenen Widderchen wurden die Schätzwerte der Tagespopulationsgrößen nach JOLLY-SEBER (BEGON 1979) bestimmt. Diese Methode liefert bei einem großen Anteil an wiedergefangenen Tieren einer Population die besten Schätzwerte. Diese Schätzwerte der Tagespopulationsgrößen wurden als Grundlage zur Berechnung der Gesamtpopulationsgrößen verwendet, die nach drei verschiedenen Verfahren durchgeführt wurde (MATSUMOTO 1984, BLOWER et al. 1981, KOCKELKE et al. 1994).

Ergebnisse und Diskussion

Die nachfolgend beschriebenen und diskutierten Ergebnisse geben die Verhältnisse der Widderchenpopulationen im Untersuchungsgebiet in der Flugsaison 1994 wieder. Ob und in welchem Umfang diese Ergebnisse verallgemeinert werden können, bedarf weiterer Untersuchungen im gleichen wie auch in anderen Naturräumen. Einige allgemeine Trends sind bereits durch ähnliche Untersuchungen in anderen Naturräumen bestätigt, so beispielsweise die Fähigkeit von Widderchen, Distanzen von über 1 km zu bewältigen, oder ihre Vorliebe für blauviolette Blüten, die relativ kurze mittlere Verweildauer, Protandrie und das Erreichen von gelegentlich sehr hohen Populationsgrößen (siehe unter anderem HOFMANN in EBERT 1994 und Zitate darin).

Weiterhin ist die kontinuierlich warme und niederschlagsarme Witterung im Untersuchungszeitraum des Jahres 1994 zu berücksichtigen. Lange inaktive Phasen der Imagines, wie sie bei kalten Regenperioden auftreten können, blieben aus. Aktivitätsabhängige Parameter wie etwa die Lebenserwartung, die mittlere Verweildauer oder die Phänologie können deswegen bei unterschiedlicher Witterung differieren. Schwankungen der jährlichen Populationsgrößen von Lepidopteren sind allgemein bekannt (für Zygaenidae siehe etwa BÖHMER 1995); so können beispielsweise die Arten-Dominanzverhältnisse in anderen Jahren auch an denselben Standorten grundlegend verschieden sein.

Die Widderchenarten des Untersuchungsgebietes

Im Untersuchungsgebiet wurden insgesamt 9 Arten der Gattung *Zygaena* FABRICIUS, 1775 nachgewiesen: *Z. viciae* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Z. filipendulae* (LINNAEUS, 1758), *Z. loti* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Z. carniolica* (SCOPOLI, 1763), *Z. transalpina* (ESPER, 1783), *Z. purpuralis* (BRÜNNICH, 1763), *Z. minos* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Z. lonicerae* (SCHEVEN, 1777), *Z. osterodensis* REISS, 1921, dazu eine Art der Gattung *Adscita* RETZIUS, 1783: *Adscita geryon* (HÜBNER, [1813]). Von den Widderchenarten *Z. osterodensis* und *A. geryon* wurde jeweils nur ein Tier vorgefunden, diese Arten konnten aus diesem Grund bezüglich populationsökologischer Aspekte nicht weiter untersucht werden. Trotz intensiver Suche wurden von der Art *Z. lonicerae* nur 16, von *Z. purpuralis* und *Z. minos* insgesamt 37 sowie von *Z. transalpina* 96 Individuen gefunden und markiert. Die letztgenannten Arten wurden daher nur teilweise in die weitere populationsökologische Auswertung mit einbezogen. Die Trennung der sich vom Habitus gleichenden Arten *Z. minos* und *Z. purpuralis* erfolgte durch Entnahme von Einzelindividuen, welche anschließend durch eine Genitaluntersuchung determiniert wurden. Dadurch konnten die Populationen der beiden syntop auf den Untersuchungsflächen vorkommenden Arten zwar nicht mit Sicherheit abgegrenzt werden, der negative Einfluß auf die Populationen durch die Entnahme von Tieren wurde jedoch auf ein vertretbares Maß reduziert. Für manche Aussagen muß-

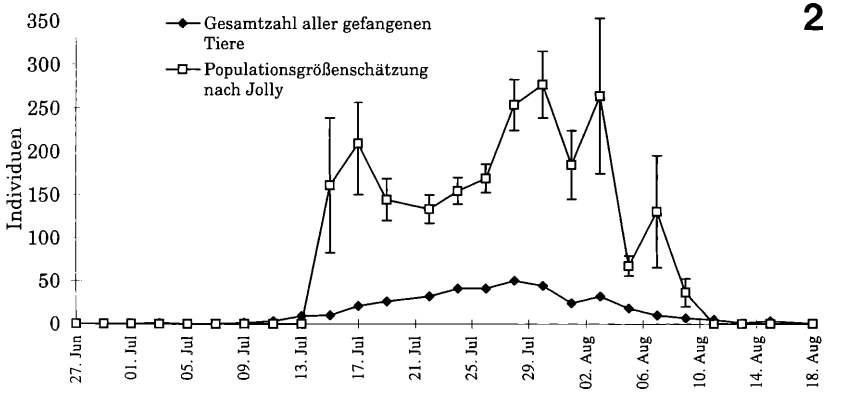


Abb. 2: Zeitlicher Verlauf der Tagespopulationsgrößenschätzung nach JOLLY-SEBER (1965) für *Z. filipendulae* auf der Untersuchungsfläche Sotzenhausener Heide. Die Gesamtzahl aller gefangenen Tiere setzt sich aus der Zahl der neumarkierten und markiert wiedergefangenen Tiere zusammen. Zu den Populationsgrößenschätzungen ist jeweils der Vertrauensbereich angegeben (vergleiche BEGON 1979).

ten beide Arten dennoch gemeinsam betrachtet werden. Für die im Untersuchungsgebiet häufigeren Widderchenarten *Z. viciae*, *Z. filipendulae*, *Z. loti* und *Z. carniolica* erwies sich eine weitere Auswertung aufgrund der großen Zahl an markierten und wiedergefangenen Tieren als unproblematisch (vergleiche Tab. 1).

Tabelle 1: Fang-Markierung-Wiederfang-Daten der zur populationsökologischen Untersuchung einbezogenen Widderchenarten unter Berücksichtigung aller im Untersuchungsgebiet markierten Tiere.
Wiederfänge: Anzahl der Tiere, die ein- oder mehrmals wiedergefangen wurden.
*: Anteil der wiedergefangenen ♂♂, bezogen auf die Anzahl markierter ♂♂.
Anteil der wiedergefangenen ♀♀, bezogen auf die Anzahl markierter ♀♀.

	Z. filipendulae	*Z. carniolica*	*Z. viciae*	*Z. loti*	*Z. transalpina*	*Z. purpuralis/minos*	*Z. lonicerae*
Markierte (M)	829	274	580	281	97	37	16
Wiederfänge (W)	371	157	127	103	19	13	3
in % (W/M)	44,8	57,3	21,9	36,7	19,6	35,1	18,8
♂♂ in %*	47,0	56,7	20,3	41,0	10,9	50,0	10.0
♀♀ in %**	42,0	58,1	24,1	29,1	27,5	13,3	33,3

Die Wiederfangraten der markierten Widderchen

Insgesamt ließen sich für die untersuchten Widderchenarten – ausgenommen *Z. viciae* – relativ hohe Wiederfangraten von 36,7-57,3 % der zuvor markierten Tiere ermitteln (Tab. 1). Diese hohen Wiederfangraten sind nach STEFFNY (1982) typisch für standorttreue Lepidopterenarten. Auffallend niedrig war die Wiederfangrate dagegen bei *Z. viciae*. Nur 21,9 % der zuvor markierten Tiere wurden noch einmal beobachtet. Diese Beobachtung deckt sich mit Ergebnissen anderer Autoren, die für *Z. viciae* ebenfalls die niedrigste Wiederfangrate ihrer untersuchten Widderchenarten angeben. So erhielten SMOLIS & GERKEN (1987) mit 19,9 % und LÜTTMANN (1987) mit 19 % für *Z. viciae* ähnlich niedrige Wiederfangraten. Die genannten Autoren bieten für die allgemein niedrigere Wiederfangrate von *Z. viciae* jedoch keine Erklärungsmöglichkeit an. Aufgrund der in dieser Arbeit parallel zur Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchung erhaltenen Beobachtungen zum Verhalten der verschiedenen Zygaenenarten wird vermutet, daß diese vergleichsweise niedrige Wieder-

fangrate in einer eher versteckten Lebensweise von *Z. viciae* begründet ist. Mehr als 45 % aller aufgefundenen Individuen von *Z. viciae* wurden in nur ca. 10-30 cm Höhe an Grashalmen ruhend angetroffen. Die übrigen Widderchenarten hielten sich dagegen nur relativ selten in der niederen Grasschicht, eher dagegen auf höher gelegenen Blüten auf und zeigten eine insgesamt größere Aktivität. Es ist daher denkbar, daß die auch etwas kleineren Tiere von *Z. viciae* in der dichteren Graszone des öfteren übersehen wurden und auch insgesamt schwerer zu finden waren. Hieraus resultierte eine geringere Fang- und Wiederfangwahrscheinlichkeit, die darauf hindeutet, daß nur ein geringer Teil der Population erfaßt wurde und damit eine größere Anzahl an Tieren auf den Flächen vorhanden war.

Männliche sowie weibliche Widderchen einer Art ließen sich innerhalb statistisch vertretbarer Abweichungen gleich gut wiederfangen (Tab. 1). Differenzen ergaben sich lediglich bei *Z. loti* mit einer Wiederfangquote von 41 % bei Männchen zu 29,1 % bei Weibchen, wofür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten berücksichtigt werden müssen. So zum Beispiel eine kürzere mittlere Verweildauer der weiblichen Tiere, wodurch sich die Wiederfangwahrscheinlichkeit weiblicher Tiere verringerte, oder ein vorübergehendes Verschwinden weiblicher Tiere zur Eiablage in die niedere Krautschicht, wie es von HEINE (1990) für *Z. trifolii* beobachtet wurde. Letzteres wurde für *Z. loti* im Untersuchungsgebiet jedoch nicht beobachtet. Für die Berechnung der Populationsgrößen wurden die unterschiedlichen Wiederfangraten für männliche und weibliche Tiere von *Z. loti* aufgrund der Durchführung eines χ^2-Testes (BEGON 1979) als nicht signifikant gewertet und daher vernachlässigt.

Die Höhe der Wiederfangrate ist im allgemeinen vor allem von Faktoren wie der Suchintensität (systematische Flächenabsuche oder Transekt, zeitlicher Abstand der Untersuchungsintervalle, Suchzeit), der Standorttreue der Tiere, ihrem Verhalten (offene oder versteckte Lebensweise, Aktivität) und nicht zuletzt vom Untersuchungszeitpunkt (Wetter, zum Beispiel Aktivitäts- oder inaktive Phase) abhängig. Sie unterliegt je nach Beobachtungsobjekt und Beobachter gewissen Schwankungen.

Populationsgrößen und Abundanzen

Das Wissen um Populationsgrößen ist zur Abschätzung der Auswirkungen von Inzuchtprozessen und damit der Überlebensfähigkeit von Populationen für den angewandten Naturschutz von großer Bedeutung. Die „Grenzwerte" einer Minimum Viable Population (kleinste überlebensfähi-

ge Population, vergleiche HOVESTADT 1990, THOMAS 1990) werden seit einiger Zeit in Fachkreisen diskutiert, praxisnahe Ergebnisse zu Populationsgrößen und Inzucht- oder Isolationseffekten können weitere wichtige Aspekte hierzu liefern.

Die Populationsgrößen lassen sich auf der Grundlage der einzelnen Tagespopulationsgrößen berechnen. Diese beschrieben den typischen Verlauf von Glockenkurven, wobei deutlich eine Populationsaufbauphase, ein Maximum und eine Abbauphase zu erkennen ist (Abb. 1). Die geschätzten Gesamtgrößen der Zygaenenpopulationen auf den 0,14-3,2 ha großen Untersuchungsflächen betrugen bei *Z. carniolica* und *Z. loti* einige wenige Individuen bis zu ca. 350 Tieren, bei *Z. filipendulae* zwischen ca. 50 und 700 Tieren und bei *Z. viciae* im Bereich von ca. 100 bis zu ca. 3500 Tieren, während *Z. transalpina* im besten Fall nur eine geschätzte Gesamtpopulationsgröße von etwas über 100 Tieren aufwies. Bemerkenswert war, daß auch auf kleinen Untersuchungsflächen sehr hohe Abundanzen beobachtet und auch eine hohe Gesamtpopulationsgröße geschätzt wurde, während auf verhältnismäßig großen Untersuchungsflächen mitunter nur geringe Zygaenenabundanzen und Populationsgrößen verzeichnet wurden. Die höchsten Abundanzen (jeweils berechnet aus dem Mittelwert der drei Gesamtpopulationsgrößenschätzungen, geteilt durch die Flächengröße) erreichte *Z. viciae* mit durchschnittlich ca. 530 Tieren/ha und einem Spitzenwert von ca. 1400 Tieren/ha auf einer Untersuchungsfläche. *Z. filipendulae* erreichte im Vergleich zu *Z. viciae* etwas niedrigere Abundanzen, die um 410 Tieren/ha lagen, die höchste Abundanz von *Z. filipendulae* auf einer Untersuchungsfläche belief sich auf ca. 1200 Tiere/ha. Deutlich niedriger waren dagegen die mittleren Abundanzen von *Z. carniolica* und *Z. loti*, die etwa vergleichbar mit 130 bis 140 Tieren/ha bestimmt wurden. Die höchsten Abundanzen wurden hier mit ca. 600 Tieren/ha bei *Z. carniolica* und ca. 460 Tieren/ha für *Z. loti* bestimmt. Mit Abstand am geringsten (ausgenommen den Arten *Z. lonicerae, Z. purpuralis, Z. minos, Z. osterodensis* und *Adscita geryon*, bei denen so wenig Individuen vorhanden waren, daß eine Abundanzberechnung nicht mehr möglich war) waren die Abundanzen bei *Z. transalpina*, die im Mittel mit nur 26 Tiere/ha bestimmt wurden und bestenfalls ca. 47 Tiere/ha auf einer geeigneten Untersuchungsfläche erreichten. Vergleicht man die Anzahlen der markierten Widderchen ohne Berücksichtigung der Wiederfangzahlen, so erhält man für die Arten *Z. filipendulae Z. vi-*

ciae *Z. loti* *Z. carniolica* *Z. transalpina* ein Verhältnis der Häufigkeiten von 9:6:3:3:1 Tieren.

Durch die Berechnung der Gesamtpopulationsgrößen im Untersuchungsgebiet, in der die Wiederfangraten berücksichtigt werden, gelangt man zu einem völlig anderem Ergebnis. Für die gleiche Reihenfolge von Widderchenarten ergibt sich hier ein Verhältnis der Häufigkeiten von 15:32:6:5:1 Tieren.

Berücksichtigt man lediglich die Anzahl der markierten Tiere, so gelangt man demnach leicht zu einer Fehleinschätzung der tatsächlichen Häufigkeitsverhältnisse. Erst unter der Berücksichtigung der in diesem Falle unterschiedlichen Wiederfangraten werden die realen Verhältnisse der Häufigkeiten deutlich. *Z. viciae* war demzufolge etwa doppelt so häufig wie *Z. filipendulae* und damit die dominierende Art im Untersuchungsgebiet. *Z. transalpina* war im Vergleich zu den übrigen Widderchenarten in Wirklichkeit noch etwas seltener als zuvor angenommen im Untersuchungsgebiet vertreten.

Geschlechterverhältnisse

Das Geschlechterverhältnis und dessen zeitlicher Verlauf kann Aufschlüsse zur Fortpflanzungsstrategie von Schmetterlingsarten geben. Die sehr ähnlichen Wiederfangraten männlicher als auch weiblicher Widderchen einer Art belegen deren gleiche Wiederfangwahrscheinlichkeit. Es war deshalb kein verdeckt höherer oder niederer Anteil eines Geschlechtes, wie er sich beispielsweise durch eine geringere Wiederfangwahrscheinlichkeit für ein Geschlecht ergeben könnte, zu erwarten (eine geringere Wiederfangrate bei einem Geschlecht ließe ja einen höheren Anteil dieses Geschlechtes an der Population vermuten). Erst bei der getrennten Berechnung der Populationsgröße für Männchen und Weibchen, bei der die Wiederfangergebnisse zugrundegelegt werden, wird dann das tatsächliche Verhältnis ersichtlich. Aufgrund der in dieser Arbeit sehr ähnlichen Wiederfangraten für Männchen und Weibchen ließ sich aus der absoluten Gesamtzahl der markierten Tiere somit, ohne separate Populationsgrößenberechnung für männliche und weibliche Widderchen, das Geschlechterverhältnis genau bestimmen. Insgesamt wurden im Untersuchungsgebiet bei allen Widderchenarten deutlich mehr Männchen als Weibchen vorgefunden. Das Geschlechterverhältnis ♂♂:♀♀ wurde für *Z. viciae* mit 62:38, für *Z. carniolica* mit 58:42, für *Z. loti* mit 55:45, für *Z. filipendulae* mit 53:47 und für *Z. transalpina* mit 69:31 Tieren bestimmt (von *Z. trans-*

alpina wurden jedoch mit einer Anzahl von 97 vergleichsweise wenige Tiere markiert) (Tab. 1).

Diese Geschlechterverhältnisse waren im Verlauf der Flugzeit jedoch nicht konstant. Ausgehend von einem fast 100%igen Anteil männlicher Tiere zum Flugzeitbeginn, nahm dieser im Verlauf der Flugzeit zugunsten des Anteils weiblicher Tiere kontinuierlich ab, bis schließlich zum Flugzeitende nur noch weibliche Tiere gefunden wurden (Abb. 3).

Dieses als Protandrie bezeichnete Phänomen ist bei Insekten und auch allgemein keine Seltenheit. Ein Überschuß an männlichen Tieren sowie Protandrie allgemein ist aus biologischer Sicht bei Lepidopteren sinnvoll, um eine schnelle und weitgehend vollständige Befruchtung aller weiblichen Tiere der Population zu gewährleisten. Mit dem Schlupf der ersten Weibchen steht so schon ein stattlicher Überhang an Männchen kopulationsbereit in Warteposition. So ist eine rasche Begattung der frisch geschlüpften Weibchen in ihrem früheren Larvalhabitat gewährleistet. Eine begleitende Altersschätzung der kopulierenden Widderchen dieser Untersuchung bestätigte das deutlich geringere Alter der Weibchen bei der ersten Kopula (Kreusel 1995).

Ein weiterer denkbarer Vorteil des frühen Auftretens einer großen Anzahl von Zygaenenmännchen ist in der Räuber-Beute-Beziehung zwischen Zy-

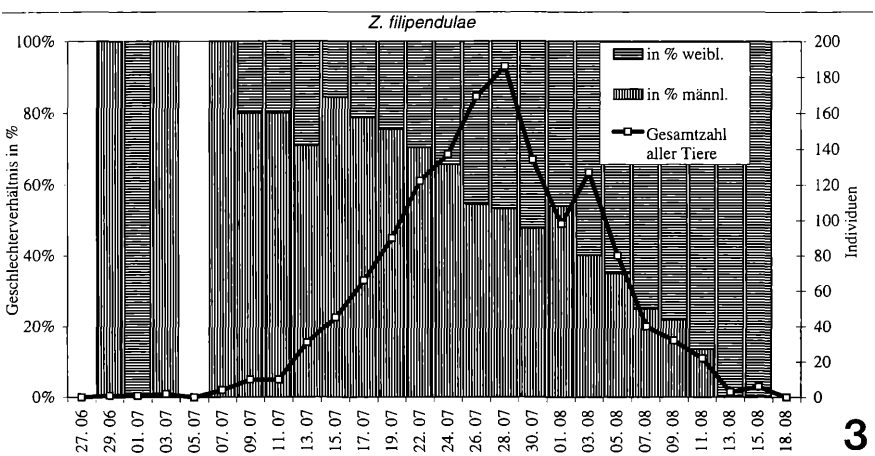


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf des Geschlechterverhältnisses von Widderchenarten im Untersuchungsgebiet am Beispiel von *Zygaena filipendulae*. Die Säulen geben das prozentuale Geschlechterverhältnis am jeweiligen Untersuchungstag wieder (linke Größenachse). Als Linie ist die Anzahl aller am Untersuchungstag gefangenen Tiere dargestellt (rechte Größenachse).

gaenen und insektivoren Feinden zu suchen. Feinde der Zygaenen könnten auf Kosten der früh erscheinenden Männchen ihr Gedächtnis gegenüber dem aposematischen Muster in Verbindung mit den blausäurehaltigen Giftsubstanzen der Zygaenen neu auffrischen oder deren Ungenießbarkeit erst erlernen. Der Fortbestand der Zygaenen wäre dadurch nicht beeinträchtigt, es würden lediglich einige der ohnehin überzähligen Männchen „geopfert". Die später fliegenden weiblichen Tiere könnten dann weitgehend ungestört der Nahrungssuche und Eiablage nachgehen. Für die übriggebliebenen Männchen ergäbe sich dadurch ein Selektionsvorteil bezüglich der Partnerfindung gegenüber später schlüpfenden Männchen, die nur noch begattete Weibchen vorfänden. Gleichzeitig ist die genetische Weitergabe des effektivsten aposematischen Musters durch die nicht ausselektierten Männchen an nachfolgende Generationen gesichert.

Mittlere Verweildauer und höchstes beobachtetes Alter

Über die sich unter Freilandbedingungen ergebende Lebenserwartung[1] und Verweildauer von Lepidopterenimagines ist bisher wenig bekannt. Durch den Vergleich der sich unter natürlichen Bedingungen ergebenden Verweildauer mit derjenigen unter Zuchtbedingungen und der Lebenserwartung lassen sich Erkenntnisse zum biotischen und abiotischen Selektionsdruck (zum Beispiel Prädatoren und Witterungsbedingungen) ableiten. Aus methodischer Sicht erweist sich eine Untersuchung der Lebenserwartung und Verweildauer von Lepidopteren im Freiland als problematisch. Unbekannt ist zum einen, wie alt ein Tier bei der ersten Beobachtung bereits war, und zum anderen, wieviel Zeit zwischen der letzten Beobachtung und dem Tod des Tieres vergangen ist. Abgewanderte Tiere müssen methodisch gesehen als „tot" gelten, da eine weitere Beobachtung nicht mehr möglich ist. Die Verweildauer läßt sich durch diese Untersuchungen daher nicht exakt bestimmen. Aus diesem Grund wird statt dessen eine „mittlere Verweildauer" angegeben. Sie ist die durchschnittliche Zeitspanne zwischen erster und letzter Beobachtung einer möglichst großen Anzahl von Tieren. Verglichen mit der tatsächlichen Verweildauer wird die mittlere Verweildauer, da sie weder die Lebenszeit vor noch nach der letzten Beobachtung berücksichtigt, stets zu kurz bestimmt. Der Lebenserwartung kommt die beobachtete maximale Zeitspanne zwischen Erstbeobachtung und letztem Wiederfang am nächsten. Aufgrund der

[1] Als Lebenserwartung soll hier definiert sein das ohne Selektionsdruck durchschnittlich erreichbare Lebensalter.

großen Datenbasis dieser Untersuchung wurde neben der mittleren Verweildauer, berechnet unter Berücksichtigung aller Tiere, auch diejenige bestimmt, welche sich ergibt, wenn nur frisch geschlüpfte Tiere (kenntlich am noch fehlenden Schuppenverlust) berücksichtigt werden. Damit kann die Zeit vor der ersten Beobachtung als vernachlässigbar kurz angesehen werden (häufig wurden frisch geschlüpfte Tiere noch in der Nähe ihrers Kokons markiert). Die Zeitspanne zwischen der letzten Beobachtung und dem Tod des Tieres bleibt jedoch weiterhin unbekannt. Stellt man die Anzahl der nach 2, 4, 6, Tagen nach der ersten Beobachtung wiederbeobachteten Tiere logarithmisch (Ln) dar, so ergeben sich Geraden, aus deren Neigung sich die mittlere Verweildauer berechnen läßt (SHEPPARD & BISHOP 1974, BLOWER et al. 1981) (Abb. 4).

Die so errechnete mittlere Verweildauer frisch geschlüpfter Tiere ohne Schuppenverlust lag bei den untersuchten Arten zwischen 3,5 Tagen bei *Z. filipendulae* und 5,7 Tagen bei *Z. viciae* (Tab. 2).

Ohne Berücksichtigung des Flügelzustandes beim Erstfang wurden erwartungsgemäß geringere Werte für die mittlere Verweildauer berechnet, die beispielsweise bei *Z. viciae* rund 2 Tage unter den erstgenannten Werten

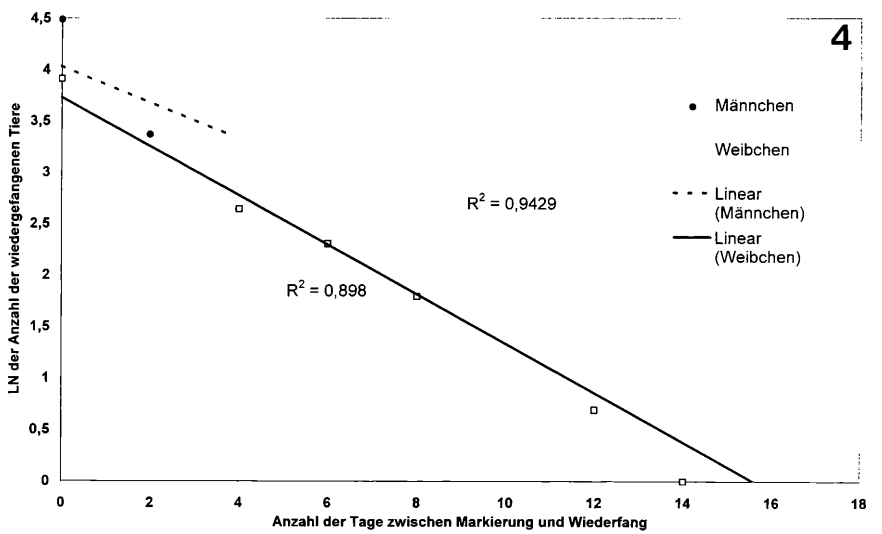


Abb. 4: Anzahl wiedergefangener Tiere nach zunehmender Zeitspanne seit Erstfang am Beipiel von *Z. carniolica*. Gerade stellt die Regression der Datenreihen dar. In der Abbildung wurden nur wiedergefangene Tiere berücksichtigt, die beim Erstfang keinen merklichen Flügelschuppenverlust aufwiesen. R^2 gibt das Bestimmtheitsmaß der Regression an. Formel der Regressionsgeraden: ♀♀ $y = -0{,}2393\,x + 3{,}7285$; ♂♂ $y = -0{,}1771\,x + 4{,}0352$.

liegen. Die weiblichen Tiere zeichneten sich durch eine kürzere mittlere Verweildauer aus, die um ca. 0,1 Tagen bei *Z. filipendulae* bis zu 1,4 Tagen bei *Z. carniolica* unter den Werten der gleichartigen Männchen lag (Tab. 2).

Tabelle 2: Mittlere Verweildauer und längste beobachtete Zeitspanne zwischen Markierung und letztem Wiederfang von Widderchenarten im Untersuchungsgebiet (alle Angaben in Tagen). Angegeben ist die mittlere Verweildauer wiedergefangener Tiere, die bei der ersten Beobachtung keinen merklichen Schuppenverlust aufwiesen (für beide Geschlechter getrennt aufgeführt), sowie die mittlere Verweildauer ohne Berücksichtigung des Alters beim Erstfang (für beide Geschlechter gemeinsam). Zusätzlich ist die längste beobachtete Zeitspanne zwischen Markierung und letzter Wiederbeobachtung angegeben (beobachtete maximale Zeitspanne zwischen Markierung und letztem Wiederfang).

Erläuterung: * = nur wiedergefangene Tiere ohne sichtbaren Schuppenverlust bei der Erstmarkierung wurden berücksichtigt, ** = alle Tiere wurden berücksichtigt, *** = längste beobachtete Zeitspanne zwischen Markierung und letztem Wiederfang.

Art	mittlere Verweildauer (frische Tiere)* [d]		mittlere Verweildauer** [d]	Alter*** [d]	
	♂	♀	♂ + ♀	♂	♀
Z. filipendulae	3,9	3,8	3,1	19	14
Z. carniolica	5,6	4,2	4,1	17	15
Z. viciae	6,4	5,6	3,9	21	16
Z. loti	4,4	4,7	3,5	19	14

Die Lebenserwartung lag erwartungsgemäß deutlich über den Werten der mittleren Verweildauer (Tab. 2). Man kann davon ausgehen, daß die physiologische Lebenserwartung von Widderchen je nach Art mindestens 2,5 bis 3 Wochen beträgt, im Schnitt die Individuen jedoch schon nach 3,5-5,7 Tagen durch Tod (biotische oder abiotische Selektionsfaktoren) oder Abwanderung aus der Population ausscheiden. Da die abgewanderten Tiere mit einiger Wahrscheinlichkeit als Flächenwechsler erfaßt wurden, muß der biotische oder abiotische Selektionsdruck außerordentlich hoch gewesen sein – trotz der aposematischen Muster und blausäurehaltigen Giftsubstanzen der Widderchen. Ein Teil der Widderchen wies Bißspuren an den Flügeln auf, wie sie beispielsweise durch Vögel verursacht werden (hierzu liegen jedoch keine direkten Beobachtungen vor). Als bedeutsame Prädatoren von Widderchen wurden Spinnen nachgewiesen, die die Zygaenen trotz der blausäurehaltigen Giftsubstanzen verzehrten. Vor allem die Dichte adulter Wespenspinnen (*Argiope bruennichi*), die die Widder-

chen des öfteren verzehrten (Tafel 2, Abb. 1), schien gegen Ende Juli/Anfang August deutlich zuzunehmen. Interessanterweise wurde für *Z. viciae*, die die längste mittlere Verweildauer aufwies, auch die längste Zeitspanne zwischen Markierung und letztem Wiederfang beobachtet. Ähnlich den Werten für die mittlere Verweildauer waren auch die beobachteten maximalen Zeitspannen zwischen Markierung und letzter Wiederbeobachtung bei männlichen Widderchen einer Art stets höher als bei den Weibchen (Tab. 2).

Phänologie der untersuchten Widderchenarten im Vergleich zur Blühphänologie ihrer wichtigsten Nektarpflanzen

In der Literatur finden sich nur selten konkrete Angaben zur Phänologie von Lepidopteren. Die angegebenen Phänogramme oder Flugzeiten geben zudem ein meist über viele Jahre mit frühem oder spätem Flugzeitbeginn gemitteltes und damit gestrecktes Bild wieder, welches zwar den Zeitraum und die Wahrscheinlichkeit eines möglichen Auftretens einer Art, jedoch keine Auskunft über die tatsächlichen Flugzeitlängen (auch als „Flugspannen" bezeichnet) geben kann. Die Datengrundlage solcher Phänogramme sind zumeist Sammlerdaten, die unterschiedliche Bearbeitungsintensitäten nicht berücksichtigen. Um die Bedeutung bestimmter Nektarpflanzenarten für Widderchen zu beurteilen, ist vor allem der Vergleich der Falterflugzeiten mit der Blühphänologie ihrer bedeutsamsten Nektarpflanzen und deren Nutzung im gleichen Lebensraum interessant.

Der Flugzeitbeginn und das Flugzeitende war bei den einzelnen Widderchenpopulationen auf den verschiedenen Untersuchungsflächen zeitlich synchronisiert, so daß die Phänologien der Widderchenpopulationen auf den einzelnen Untersuchungsflächen als Gesamtheit betrachtet werden konnten (Kreusel 1995). Für das Untersuchungsgebiet auf der Mittleren Flächenalb ließen sich die Widderchenarten nach der Lage ihrer Flugspanne vereinfacht in Frühsommerarten (*Z. purpuralis/Z. minos, Z. loti, Z. lonicerae* und *Z. viciae*), Hochsommerarten (*Z. filipendulae* und *Z. carniolica*) und Spätsommerarten (*Z. transalpina*) einteilen. Bei den Frühsommerarten wurden auch kürzere Flugspannen um ca. 20 Tage beobachtet (*Z. minos/Z. purpuralis* ca. 20 Tage, *Z. lonicerae* ca. 21 Tage), aber auch solche über 30 Tage (*Z. loti* ca. 33 Tage und *Z. viciae* ca. 35 Tage). Hoch- und Spätsommerarten zeichneten sich dagegen durch eine Flugspanne von 30 oder mehr Tagen aus (*Z. carniolica* 30 Tage, *Z. transalpina* 33 Tage und *Z. filipendulae* 40 Tage). Die Hochsommerarten *Z. carniolica* und *Z.*

filipendulae traten erst auf, wenn die Frühsommerarten, ausgenommen *Z. viciae*, ihre Flugzeit bereits weitgehend oder ganz beendet hatten (Abb. 5). Für die Zwillingsarten *Z. minos* und *Z. purpuralis*, die sich als Imagines nur durch eine Genitaluntersuchung unterscheiden lassen, ist ein früherer Beginn der Flugspanne von *Z. minos* zu vermuten. Eine besonders frühfliegende Population dieser Zwillingsarten erwies sich nach der genitalmorphologischen Untersuchung einiger Individuen als *Z. minos*. *Z. purpuralis* dagegen wurde erst eine knappe Woche später nachgewiesen. Da sich ökologische Aspekte jedoch nur an lebenden Tieren untersuchen lassen, war keine sichere taxonomische Zuordnung der gesamten Populationen möglich. Der frühere Flugzeitbeginn einer Population, deren stichprobenhaft entnommene Tiere ausschließlich *Z. minos* zuzuordnen waren, lassen eine *Z.-minos*-Population jedoch als wahrscheinlich erscheinen.

Im Vergleich zur Blühphänologie ihrer wichtigsten Nektarpflanzen erschienen die Arten *Z. viciae*, *Z. carniolica* und *Z. filipendulae* synchron zum Aufblühen einer größeren Anzahl von Blüten von *Scabiosa columbaria* und *Knautia arvense*, an denen auch die meisten Blütenbesuche beobachtet wurden. Die Widderchenarten *Z. filipendulae* und *Z. carniolica* beendeten

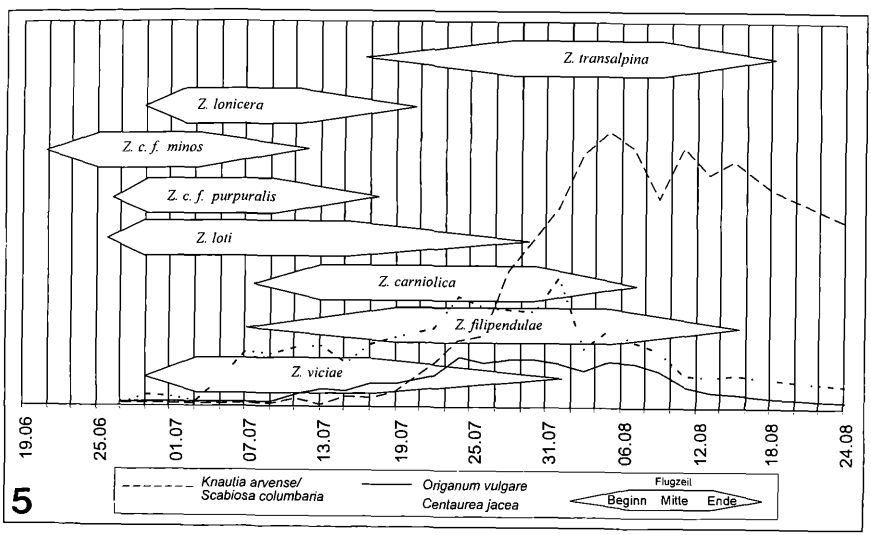


Abb. 5: Übersicht der Phänologien im Untersuchungsgebiet vorkommender Zygaenenarten und Blühphänologien der wichtigsten Zygaenen-Nektarpflanzen in der Saison 1994. Die Blühphänologien zeigen den quantitativen Verlauf der durchschnittlichen Blütenzahlen auf den Probequadraten, die Kurven sind zueinander nicht maßstabsgetreu dargestellt.

ihre Flugspanne erst mit einem deutlichen Rückgang der Blütenzahlen dieser Pflanzen. *Z. transalpina* begann ihre Flugzeit erst zur Hauptblütezeit von *Scabiosa columbaria* und *Knautia arvense*. Größere Individuenzahlen waren aber erst mit einem Blühmaximum von *Centaurea jacea*, der von *Z. transalpina* meistbesuchten Blütenpflanze, und einem Verschwinden der Blütenzahlen der erstgenannten Pflanzen zu verzeichnen.

Die Flugzeit jeder Widderchenart war so synchron zur Blütezeit ihrer wichtigsten Nektarpflanzen. Beide traten sozusagen synphänologisch in Erscheinung. Ob dies eine spezielle Anpassung der jeweiligen Zygaenenarten an die Blüten (oder womöglich sogar eine gegenseitige Anpassung) darstellt oder nur eine nichtkausale, zufällige Ausnutzung der zur Flugzeit am Standort eben vorhandenen Blüten, wurde hier nicht geprüft.

Blütenpflanzenspektrum und Blütenfarbenpräferenzen

Die untersuchten Widderchenarten richteten sich bei der Wahl ihrer Nektarpflanzen im wesentlichen nach blauvioletten Blüten des Köpfchen-, Körbchen- oder Scheindolden-Typs wie zum Beispiel *Scabiosa columbaria* und *Knautia arvense* (ca. 43 % aller Besuche bei *Z. loti* bis zu 70 % bei *Z. filipendulae*), *Centaurea jacea* (ca. 3 % aller Besuche bei *Z. viciae* bis zu 44 % bei *Z. carniolica*, wobei für *Z. loti* keine Besuche beobachtet wurden) und *Origanum vulgare* (ca. 3 % aller Besuche bei *Z. purpuralis/Z. minos* bis zu 20 % bei *Z. loti*) (Tab. 3). Diese Blütenpflanzenarten sind bereits aus vorherigen Untersuchungen zur Nektarpflanzenwahl von Widderchen (zum Beispiel Steffny 1982) als „klassische Zygaenennektarpflanzen" bekannt. Auffallend war jedoch, daß die Frühsommerarten zur Deckung ihres Nektarbedarfes insgesamt eine größere Anzahl an Nektarpflanzenarten mit einem vergleichsweise höheren Anteil roter und gelber Blüten besuchten. Hoch- und Spätsommerarten hingegen besuchten insgesamt weniger Nektarpflanzenarten, die fast immer eine blauviolette Blütenfarbe zeigten (Abb. 6). Der direkte Vergleich der Zygaenenphänologien mit den Blühphänologien ihrer wichtigsten Nektarpflanzen in derselben Saison läßt Synphänologien erkennen, die unter Berücksichtigung der beobachteten Nektarpflanzenwahl scheinbar als Vermeidung einer Konkurrenz um Ressourcen zwischen verschiedenen Widderchenarten gedeutet werden könnten. Basierend auf den Daten der vorliegenden Untersuchung könnte man annehmen, daß die Frühsommerarten durch einen früheren Flugzeitbeginn den Vorteil erlangen, nicht mit den meist individuenstärkeren Hochsommerarten um gleiche Nahrungsressourcen

Tabelle 3: Von Widderchen zur Nektaraufnahme besuchte Blütenpflanzen. Abkürzungen: abs. = absolute Zahl der beobachteten Blütenbesuche; % = prozentualer Anteil am gesamten Blütenpflanzenspektrum der jeweiligen Widderchenart.

Besuchte Blütenpflanzen	*Z. purpuralis/minos*		*Zyg. loti*		*Zyg. viciae*		*Zyg. carniolica*		*Zyg. filipendulae*		*Zyg. transalpina*	
	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%
Aster amellus									1	0,1		
Buphthalmum salicifolium	2	6,9	5	3,6	4	1,6	1	0,4	1	0,1		
Carduus crispus					1	0,4						
Centaurea jacea	1	3,4			7	2,8	35	15,2	69	10,1	39	44,3
Centaurea scabiosae			2	1,4	3	1,2	4	1,7	22	3,2	7	8
Cirsium arvense	3	10,3	1	0,7	8	3,1	1	0,4	12	1,7	1	1,1
Cirsium nutans									2	0,3		
Cirsium vulgare			1	0,7					10	1,5		
Echium vulgare	4	13,8	8	5,8								
Galium verum					1	0,4			1	0,1		
Gymnadenia conopsea	1	3,4	6	4,3	1	0,4			3	0,4		
Hieracium maculatum			3	2,2					1	0,1		
Knautia arvense/Scabiosa colum.	16	55,2	59	42,8	164	64,6	158	68,7	477	69,5	33	37,5
Leontodon hispidus									1	0,1		
Leucanthemum vulgare					1	0,4						
Ligustrum vulgare			1	0,7	1	0,4						
Medicago falcata			11	8,0	19	7,5			31	4,5		
Medicago varia									2	0,3		
Onobrychis viciifolia			3	2,2	2	0,8	2	0,9				
Origanum vulgare	1	3,4	28	20,3	41	16,1	29	12,6	45	6,6	8	9,1
Picris hieracioides									1	0,1		
Prunella grandiflora			3	2,2								
Senecio jacobaea	1	3,4			1	0,4						
Serratula tinctoria									1	0,1		
Solidago virgaurea									2	0,3		
Trifolium pratense			5	3,6					4	0,6		
Vicia villosa			2	1,4								
Summe	**29**		**138**		**254**		**230**		**686**		**88**	

konkurrieren zu müssen. Für diesen zeitlichen Vorsprung nahmen die Frühsommerarten offensichtlich in Kauf, bei Ermangelung eines noch nicht ausreichenden Angebotes klassischer Widderchenblüten auch auf rote und gelbe, manchmal sogar auf weiße Blüten recht unterschiedlicher Höhe und Typs zurückzugreifen zu müssen. *Z. viciae* traf während ihrer Flugspanne auf den wohl größten Ressourcenkonkurrenzdruck zu parallelfliegenden Widderchenarten, da sie sowohl mit den Frühsommerarten als auch mit Hochsommerarten um Widderchenblüten konkurrieren mußte. Aufgrund der beobachteten geringen Aktivität von *Z. viciae* (mehr als 45 % aller beobacheten Tiere wurden ruhend in der niederen Grasschicht aufgefunden, es wurden deutlich weniger Flugbewegungen und Blütenbesuche registriert), die sie in dieser Hinsicht deutlich von den übrigen Arten abhebt, könnte *Z. viciae* zur Deckung ihres Stoffwechselbedarfs vergleichsweise weniger Nektar benötigen. Diese Vermutung wird auch durch die im Vergleich zu den anderen Widderchenarten langsamere Abnutzung der Flügelbeschuppung (geringere Flugaktivität: KREUSEL 1995) bei *Z. viciae* gestützt.

Die beiden Hochsommerarten *Z. filipendulae* und *Z. carniolica* zeigten eine weitgehende Synchronität ihres Auftretens mit der Blühphänologie von *Scabiosa columbaria* und *Knautia arvense*. Der Anteil der Blütenbesuche an diesen Nektarpflanzen war bei den genannten Zygaenenarten im Vergleich zu den übrigen untersuchten Zygaenenarten – ausgenommen *Z. viciae* – deutlich höher (69 % bei *Z. carniolica* und 70 % bei *Z. filipendulae* gegenüber 64 % bei *Z. viciae*, 55 % bei *Z. purpuralis/Z. minos*, 43 % bei *Z. loti* und 38 % bei *Z. transalpina*).

Die Flugzeiten von *Z. filipendulae* und *Z. carniolica* begannen etwa zeitgleich in der zweiten Juliwoche. Die Individuenzahl von *Z. carniolica* nahm jedoch schneller zu, wodurch sich ein zeitlicher Vorsprung gegenüber dem Auftreten einer größeren Anzahl an Tieren von *Z. filipendulae* ergab. Dies bedeutete für *Z. carniolica* eine kurzzeitige geringere Ressourcenkonkurrenz gegenüber *Z. filipendulae*, welche ihr Individuenmaximum erst ca. eine Woche später als *Z. carniolica* erreichte.

Die Spätsommerart *Z. transalpina* erreichte größere Individuendichten erst mit dem Aufkommen eines größeren Blütenangebotes von *Centaurea jacea*, welche sie auch intensiv nutzte (Abb. 6). *Z. transalpina* entging damit einer Konkurrenz zu den Arten *Z. carniolica* und *Z. filipendulae* nicht nur durch ein zeitlich späteres Auftreten, sondern auch durch eine weit-

gehend andere Nektarpflanzenwahl. Die Individuenzahlen von *Z. transalpina* blieben jedoch deutlich unter denen von *Z. carniolica* oder *Z. filipendulae*.

Habitatpräferenzen und Nutzung von Habitatstrukturen

Allen untersuchten Zygaenenarten war eine enge Bindung an Mesobrometen gemeinsam, die Widderchen bevorzugten jedoch unterschiedliche Sukzessionsstadien.

Z. minos und *Z. transalpina* waren am häufigsten im blütenreichen lichten Kiefernwaldbereich, *Z. purpuralis* und *Z. carniolica* dagegen auf gehölzfreien oder leicht lückigen Halbtrockenrasen anzutreffen. Von *Z. minos* und *Z. purpuralis* wurden insgesamt jedoch nur 37 Tiere vorgefunden. Eine separate Population von etwa 20 Tieren, die sich durch einen um einige Tage früheren Flugbeginn auszeichnete und im lichten Kiefernwaldbereich flog, erwies sich stichprobenhaften Genitaluntersuchungen zufolge als *Z. minos*. Prägnante Flugzeitenverschiebungen der im Untersuchungsgebiet syntopen Arten, die sich als Koexistenzstrategie deuten ließen, wurden nicht beobachtet. Verschiedenen Angaben zufolge scheint *Z. minos* auf der schwäbischen Alb tatsächlich die jahreszeitlich früher erscheinende Art zu sein (G. Reiss mündl. Mitt., Naumann et al. 1983).

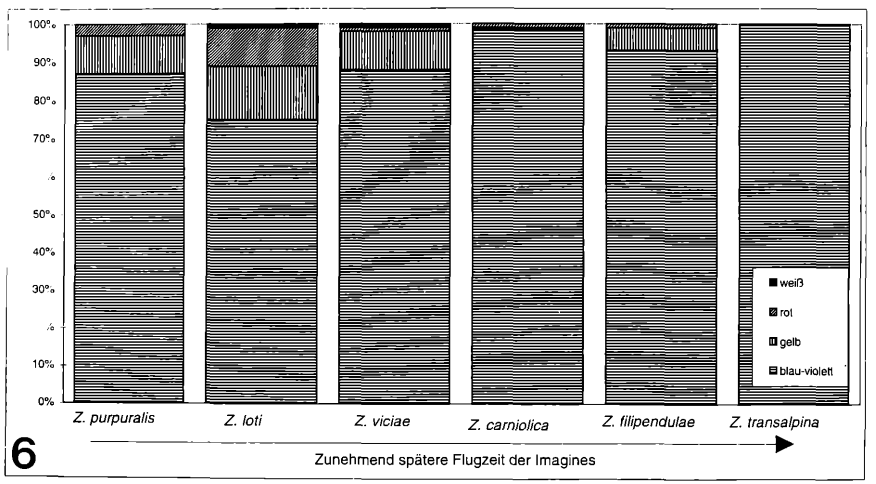


Abb. 6: Farbenspektrum der von den Widderchen zur Nektaraufnahme besuchten Blüten. Die Blütenfarbenspektren der Widderchenarten sind chronologisch nach dem Auftreten ihrer Populationsmaxima geordnet. Unter *„Z. purpuralis"* sind auch Blütenbesuche von *Z. minos* berücksichtigt, da sich beide Arten im Gelände nicht unterscheiden lassen.

Die Arten *Z. filipendulae, Z. viciae* und *Z. loti* zeigten keine eindeutige Bevorzugung bestimmter Sukzessionsstadien, ihr Habitatspektrum reichte von kurzem Halbtrockenrasen bis hin zu lichten Kiefernwaldbereichen. Für *Z. loniceraе,* welche nur in geringer Individuenzahl auftrat, könnte eine Bindung an gehölzfreie, hochwüchsige Halbtrockenrasen vermutet werden. Von *Z. osterodensis* wurde lediglich ein Exemplar an einer mit Halbtrockenrasen bewachsenen lichten Randzone eines Mischwaldes beobachtet.

Betrachtet man die Nutzung der vertikalen Habitatstrukturen durch Widderchen, so war allen Widderchenarten bis auf *Z. viciae* gemeinsam, daß sie vor allem die mittleren (ca. 30–50 cm) und hohen Bereiche (>50 cm) eines Halbtrockenrasens für Partner- und Nektarsuche sowie zum Ruhen aufsuchten. Bodennahe Aktivitäten (in ca. 0–30 cm Höhe) waren bei diesen Arten vergleichsweise selten. *Z. viciae* bevorzugte für ihre Aktivitäten eindeutig den mittleren Bereich der Halbtrockenrasen, drang zur Nektaraufnahme aber auch regelmäßig in höhere Zonen vor. Beim Ruhen war *Z. viciae* fast ausschließlich im unteren und mittleren Bereich der Halbtrockenrasen zu finden. Mehr als 90 % der ruhenden Individuen wurden bei *Z. viciae* an Gras beobachtet, lediglich 5 % an Blüten.

Biotopverbund bezüglich der untersuchten Widderchenarten

Für den angewandten Naturschutz sind Untersuchungen zum Biotopverbund von großem Interesse, da noch weitgehend unbekannt ist, welche Distanzen zwischen den stark zergliederten und zerschnittenen Biotopen der heutigen Landschaft höchstens liegen dürfen, um einen Biotopverbund und damit einen genetischen Austausch zwischen isolierten Populationen noch zu ermöglichen. Ein funktionierender Biotopverbund schafft außerdem die Voraussetzung für eine Wieder- und Neubesiedlung von Lebensräumen. Für die Erhaltung der heimischen Artenvielfalt ist daher der Biotopverbund von besonderer Bedeutung. Aufgrund der räumlichen Isolation der Widderchenhabitate durch landwirtschaftliche Nutzflächen und Wald eignete sich das Untersuchungsgebiet vorzugsweise um Fragestellungen zum Biotopverbund von Widderchenpopulationen zu untersuchen. Die Auswertung aller erfaßten Individuenaustausche führte zum Ergebnis, daß einzelne Widderchen selbst die größten Entfernungen zwischen zwei Untersuchungsflächen überflogen und dabei Distanzen bis zu 3,3 km Luftlinie zurücklegten.

Je geringer der Abstand zwischen zwei Untersuchungsflächen, desto intensiver war der beobachtete Individuenaustausch. Strukturen wie Wald, kleinere Berge, Äcker, Hecken, Straßen etc. waren den Widderchen bei ihren Flügen nicht hinderlich. Es wurden keine geschlechtsspezifischen, wohl aber artspezifische Unterschiede im prozentualen Anteil der flächenwechselnden Widderchen beobachtet. Bezogen auf die Gesamtzahl der ein- oder mehrmals wiedergefangenen Tiere waren bei *Z. carniolica* 7,6 %, bei *Z. filipendulae* 6,5 % aller wiedergefangenen Tiere Flächenwechsler. Eine etwas geringere Wechselrate wurde bei *Z. loti* mit 3,9 % verzeichnet. Als Schlußlicht in bezug auf Biotopverbund wurde *Z. viciae* ermittelt: nur 1,6 % der wiedergefangenen Tiere von *Z. viciae* hatten die Fläche, auf der sie markiert wurden, gewechselt. Die größten beobachteten Flugdistanzen (Luftlinie) betrugen für *Z. filipendulae* 3,3 km, für *Z. loti* 2,4 km, für *Z. carniolica* 1,9 km, und für *Z. viciae* 1,2 km. Die tatsächlich zurückgelegten Entfernungen sind dabei auf jeden Fall größer, da nicht davon ausgegangen werden kann, daß die Flüge auf geradlinigem Weg zurückgelegt wurden.

Sehr ausgeprägt waren die Individuenaustausche zwischen unmittelbar benachbarten, aber nicht zusammenhängenden Widderchenhabitaten im Abstand von ca. 50 bis 300 m. So wurden beispielsweise zwischen drei etwa gleichgroßen, 50-100 m voneinander entfernten, durch Buschwerk und Ackerflächen scharf getrennten und in den Eckpunkten eines Dreiecks angeordneten Flächen Flächenwechselraten der wiedergefangenen Tiere von ca. 40 % für *Z. filipendulae,* ca. 26 % für *Z. carniolica,* ca. 12,5 % für *Z. loti* und ca. 11 % für *Z. viciae* beobachtet. Einige Tiere wechselten hierbei im Verlauf mehrerer Tage sogar mehrfach zwischen diesen benachbarten Flächen.

Zusammenfassend betrachtet bestanden rege Individuenaustausche zwischen den teilweise mehrere Kilometer auseinanderliegenden Habitaten. In diesem Kontext stellt sich natürlich die Frage, ob die Individuenaustausche von biologischer Bedeutung waren (Einbringen von neuem Erbgut) oder ob es sich bei den beobachteten Flächenwechslern lediglich um bereits alte, „ausrangierte" Widderchen handelte, die mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht mehr zur Kopulation oder Eiablage fähig waren. Aus einer Altersanalyse der Flächenwechsler und Beobachtungen zu deren Kopulations- und Eiablageverhalten läßt sich jedoch schließen, daß sie noch ein gutes Reproduktionsvermögen besaßen (Kreusel 1995). Diese Schlußfolgerung wurde zusätzlich durch Einzelbeobachtungen im Geläu-

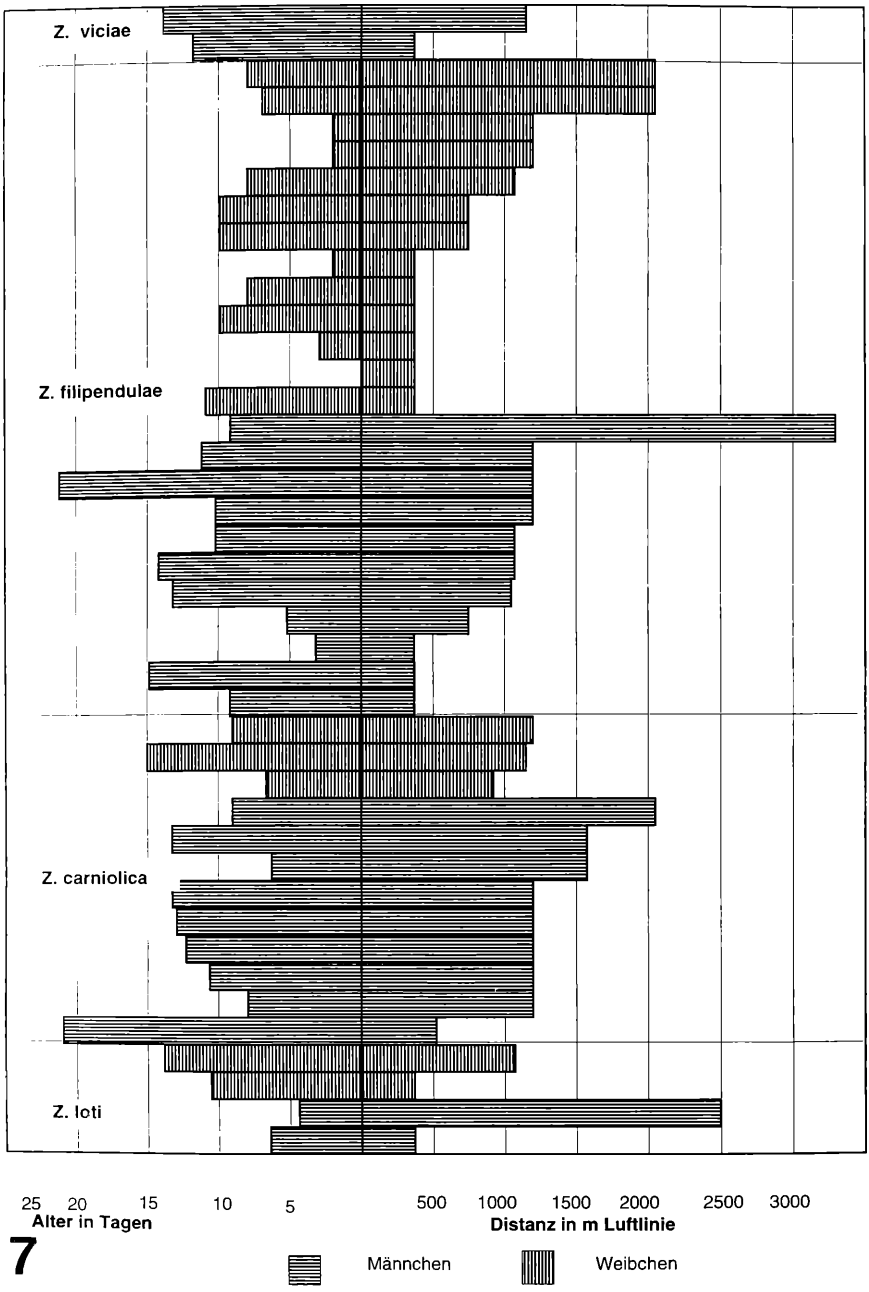
de gestützt. So wurde beispielsweise für ein frischgeschlüpftes Weibchen von *Z. filipendulae* noch am selben Tag ein Ortswechsel über eine Distanz von 400 m beobachtet, ein anderes *Z.-filipendulae*-Weibchen wechselte am gleichen Tag mindestens zweimal den Standort und wurde bei der zweiten Beobachtung kopulierend mit einem Männchen der neuen Untersuchungsfläche vorgefunden. Es zeigte sich außerdem, daß wechselnde Weibchen im Schnitt einige Tage jünger waren als wechselnde Männchen und daß junge Tiere mitunter die größten Distanzen zurücklegten (Abb. 7). Detailliertere Ergebnisse zum Biotopverbund werden an anderer Stelle gegeben (KREUSEL & BÖHMER in Vorber.).

Schlußbetrachtung

Wiederfangstudien sind in hohem Maße von guten Wetterbedingungen abhängig um konstante Versuchsbedingungen zu garantieren. Der Witterungsverlauf im Untersuchungszeitraum des Jahres 1994 war für die Durchführung einer Wiederfanguntersuchung geradezu ideal und damit maßgeblich am Gelingen der Untersuchung beteiligt. Bis auf einen Tag war das Wetter durchweg sonnig, sehr warm und frei von längeren Regenperioden, so daß die Fang-Markierung-Wiederfang-Aktionen an keinem Tag aufgrund schlechter Witterungsverhältnisse abgebrochen oder verkürzt werden mußten. Durch die günstige Witterung blieben inaktive Phasen der Widderchen zur Überdauerung einer längeren Schlechtwetterperiode mit niederen Temperaturen aus.

Die ermittelten Wiederfangraten dieser Arbeit waren etwas höher als bei vergleichbaren Arbeiten anderer Autoren. So wurde für *Z. filipendulae* in dieser Untersuchung (in der Schwäbischen Alb) eine Wiederfangrate von ca. 45 %, bei vergleichbaren Arbeiten 26 % (LÜTTMANN 1987, Rhein-Hunsrück-Kreis), 22 % (SMOLIS & GERKEN 1987, oberes Weserbergland) und 13 % (SCHMIDT-LOSKE 1992, nördliches Rheinland bei Bonn) erhalten. Die höchste Wiederfangrate wurde in dieser Arbeit für *Z. carniolica* mit 57,3 % ermittelt, bei einer ähnlichen Arbeit wurde mit ca. 41 % (SMOLIS & GERKEN 1987) für *Z. carniolica* ebenfalls die höchste Wiederfangrate unter allen untersuchten Widderchenarten erhalten. Die geringste Wiederfangrate wurde in dieser Studie mit 21,9 % für *Z. viciae* beobachtet, und auch

Abb. 7: Alter und zurückgelegte Flugdistanz der Flächenwechsler. Linke Balkenreihe: Alter der Flächenwechsler, rechte Balkenreihe: zurückgelegte Distanz (Luftlinie). Für jede der aufgeführten Zygaenenarten sind oben männliche (schwarz) und darunter weibliche Flächenwechsler (weiß) dargestellt.


Z. viciae
Z. filipendulae
Z. carniolica
Z. loti
25 20 15 10 5
Alter in Tagen
500 1000 1500 2000 2500 3000
Distanz in m Luftlinie
Männchen
Weibchen

7

die übrigen Autoren geben für diese Widderchenart, ohne mögliche Erklärung, die geringste Wiederfangrate an (19 %: LÜTTMANN 1987, ca. 20 %: SMOLIS & GERKEN 1987).

Durch die verinselte, räumlich isolierte Lage der Zygaenenbiotope in der ca. 10 km² großen Agrar- und Waldlandschaft des Untersuchungsgebietes unterschied sich dieses deutlich von denjenigen anderer Verbundstudien wie zum Beispiel LÜTTMANN (1987), SMOLIS & GERKEN (1987), SCHMIDT-LOSKE (1992), BÖHMER (1995), HEINE (1990). Diese Autoren untersuchten die Flugbewegungen von Widderchen meist innerhalb einer größeren, zwar zumeist durch eine Gehölzvegetation untergliederten, jedoch mehr oder weniger zusammenhängenden Fläche. Die obengenannten Autoren gelangten zum Thema Biotopverbund bezüglich der Widderchen zu recht unterschiedlichen Interpretationen ihrer Ergebnisse, so berichtet LÜTTMANN (1987) von einer nur geringen Mobilität seiner untersuchten Zygaenenarten (*Z. filipendulae, Z. viciae, A. statices*). SMOLIS & GERKEN (1987) sprechen dagegen in ihren Untersuchungen von einer auffällig hohen Mobilität der untersuchten Widderchenarten (*Z. filipendulae, Z. carniolica, Z. purpuralis, Z. viciae* und *Z. lonicerae*), die durch ähnliche Untersuchungen von SCHMIDT-LOSKE (1992) an *Z. filipendulae* und BÖHMER (1995, Altmühlalb und Mainfranken) an *Z. angelicae* beziehungsweise *Z. hippocrepidis* sowie dieser Studie im wesentlichen bestätigt wurden. Eine Erklärung für die angeblich geringere Mobilität der von LÜTTMANN (1987) untersuchten Zygaenen könnten seine Untersuchungsmodalitäten liefern. Seinen eigenen Aufzeichnungen zufolge unterbrach LÜTTMANN jeweils zu Zeiten höchster Individuendichten von *Z. filipendulae, Z. viciae* und *A. statices* seine Untersuchungen für etwa zwei Wochen. Damit konnte er den Werde- und Wandergang einer Vielzahl von markierten und bisher nicht markierten Tieren nicht oder nicht weiter verfolgen. Durch die ermittelte nur kurze mittlere Verweildauer der Widderchen, die im allgemeinen nur wenige Tage betragen dürfte, waren die von LÜTTMANN markierten Widderchen bereits wieder schnell aus den untersuchten Populationen verschwunden. Dies mußte zwangsläufig zu einer Unterschätzung der Mobilität führen, was LÜTTMANN nicht in seine Diskussion mit einbezog.

Von verschiedenen Autoren wird zudem die Anzahl der Flächenwechsler nicht auf die Anzahl der wiedergefangenen Tiere, sondern auf die Zahl der markierten Tiere bezogen, wodurch die Ergebnisse durch die Untersuchungsintensität beim Wiederfang beeinflußt werden und sich Ergeb-

nisse verschiedener Untersuchungen erst nach einer Umrechnung vergleichen lassen.

Die beobachtete große Mobilität mancher Widderchen sollte aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß der Großteil (stets >90 %) der wiedergefangenen Tiere standorttreu war.

Ähnlich wie für *Z. viciae* scheint auch für *Z. trifolii* eine geringere Mobilität zu gelten. HEINE (1990) schildert für *Z. trifolii* ebenfalls eine ausgesprochen geringe Mobilität, wobei schon sehr geringe Distanzen (weniger als 50 m) zu einer völligen Isolation von Subpopulationen führten. Diese Ergebnisse zum Biotopverbund verschiedener Widderchenarten verdeutlichen, daß schon innerhalb einer engeren systematischen Gruppe zum Teil erhebliche Unterschiede im Flugverhalten bestehen, so daß ein Generalisieren der Mobilität innerhalb der Arten einer engeren systematischen Gruppe nicht möglich ist. Darüber hinaus sind auch Untersuchungen an Populationen einer Art aus unterschiedlichen Naturräumen von Interesse, denn regionale Unterschiede in der Mobilität von Arten sind durchaus denkbar. Die Untersuchung der Mobilität stark gefährdeter Arten wie *Z. fausta, Z. angelicae elegans* und *Z. osterodensis* könnte in diesem Zusammenhang noch zu interessanten Ergebnissen führen – ein direkter Anwendungsbezug der Ergebnisse für Hilfsprogramme ist aufgrund des hohenGefährdungsgrades dieser Arten gegeben.

Von Interesse sind die Aspekte zum Biotopverbund vor allem unter Einbezug der vorhandenen Populationsgrößen. Diese sind auf den isolierten Lebensrauminseln der heutigen Landschaft nach den Überlegungen zum MVP-Konzept (vergleiche Minimum Viable Population sizes: HOVESTADT 1990, THOMAS 1990) oft zu klein, um das langfristige Überleben der Populationen mit einer definierten Wahrscheinlichkeit zu sichern. Nur durch einen Verbund der einzelnen Teilpopulationen zu einer größeren Metapopulation wäre das Überleben der Arten gesichert. Die Ergebnisse zu Verbunddistanzen und Anzahl der Flächenwechsel von Widderchen dieser Studie ergänzen Untersuchungen an anderen Lepidopterenarten und Tiergruppen. Hierbei wurden oftmals ähnliche Verbunddistanzen ermittelt. Als Beispiele seien die beobachteten Verbunddistanzen einiger Untersuchungen genannt: *Melanargia galathea* (Nymphalidae) 1 km (SCHMIDT-LOSKE 1992), *Glaucopsyche (Maculinea) rebeli* (Lycaenidae) ca. 200-300 m (KOCKELKE et al. 1994), *Maniola jurtina* und *Aphanthopus hyperantus* (beides Nymphalidae) ca. 1 km (STEFFNY 1982), Schmetterlinge

der Trockenrasen, Hummeln, Grillen ca. 1-3 km, Heuschrecken ca. 1-2 km, Wildbienen, Falten- und Grabwespen ca. 1 km (RIESS 1986). HEYDEMANN (1981) gibt für flugfähige Insekten generell eine überwindbare Distanz von 0,5-10 km an. Über größere Distanzen hinaus, die aufgrund des hohen Bearbeitungsaufwandes von einer Person nicht mehr patroulliert werden können, liefern genetische Untersuchungen zur Korrelation von Allelfrequenzen verschiedener Populationen des *Z.-transalpina*-Komplexes eine interessante Ergänzung. Im Gebiet der Altmühlalb (Süddeutschland) wurde innerhalb untersuchter Populationen eine genetische Ähnlichkeit innerhalb eines Entfernungsradius von ca. 64 km festgestellt (HILLE 1992). Es muß hier also in historischer oder rezenter Zeit einen schrittweisen Austausch von Individuen gegeben haben oder noch geben. Bei der Formulierung von Richtlinien für Verbunddistanzen von Insekten sollte man sich jedoch stets an Arten mit vergleichsweise geringer Mobilität orientieren. Dabei müssen auch flugunfähige Insektenarten berücksichtigt werden, die lineare Ausbreitungsstrukturen ohne Unterbrechung benötigen.

In zukünftigen Schutzkonzepten zum Erhalt der heimischen Artenvielfalt sollte Aspekten zum Biotopverbund eine zentraler Stellenwert eingeräumt werden. Eine sinnvolle Schutzstrategie muß sowohl den Schutz größerer Flächen als auch kleinerer Trittsteinbiotope im Sinne eines Biotopverbundsystems beinhalten. Bei einem solchen Konzept müssen aber auch flugunfähige Tiergruppen durch die Schaffung und den Erhalt linearer Ausbreitungsstrukturen wie Waldsäumen, vielgestaltigen Wegsäumen und Hecken mit einbezogen werden. Für die Zukunft wäre eine Überlagerung verschiedener Biotopverbundsysteme unterschiedlicher Tiergruppen wie Amphibien, Reptilien, Vögeln, Säugetieren, Insekten und weiteren Tiergruppen wünschenswert.

Herrn Axel HOFMANN und Dr. Wolfgang A. NÄSSIG danken wir für wertvolle Literaturhinweise und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

BEGON, M. (1979): Investigating animal abundance, capture-recapture for biologists. – London (E. Arnold), 97 S.

BLOWER, J. G., COOK, L. M., & BISHOP, J. A. (1981): Estimating the size of animal population. – London (Allen & Unwin), 128 S.

BÖHMER, T. (1995): Untersuchungen zur Abundanz, Dispersion und genetischen Nachbarschaftsgröße ausgewählter Populationen des *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Diplomarbeit, Uni Bonn, Mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät (unveröffentlicht), 96 S.

EBERT, G. (1991) (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 1, 2, Tagfalter. – Stuttgart-Hohenheim (Ulmer), 552 & 535 S.

—— (1994): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 3, 4, Nachtfalter – Stuttgart-Hohenheim (Ulmer), 518 und 535 S.

—— (1997): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 5, 6, Nachtfalter. – Stuttgart-Hohenheim (Ulmer), 575 und 622 S.

HEINE, S. (1990): Tageszeitliche und altersabhängige Verhaltensweisen männlicher und weiblicher Individuen der Art *Z. trifolii* (Lepidoptera Zygaenidae). – Verh. Westdtsch. Entomoltag. Düsseldorf **1989**: 195-204.

HEYDEMANN, B. (1981): Zur Frage der Flächengröße von Biotopbeständen für den Arten- und Ökosystemschutz. – Jahrb. Natursch. Landschaftspf. **31**: 21-51.

HILLE, A. (1992): Quantitativ-analytische Untersuchungen zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation in parapatrischen Kontaktbereichen des *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Dissertation, Universität Bielefeld, Fakultät für Biologie, 243 S.

HOVESTADT, T. (1990): Die Bedeutung zufälligen Aussterbens für die Naturschutzplanung. – Natur und Landschaft **65** (1): 3-8.

KOCKELKE, K., HERMANN, G., KAULE, G., VERHAAGH, M., & SETTELE, J. (1994): Zur Autökologie und Verbreitung des Kreuzenzian-Ameisenbläulings *Maculinea rebeli*. – Carolinea, Karlsruhe, **52**: 93-109.

KREUSEL, B. (1995): Biotopverbund von Schmetterlingen am Beispiel von Widderchenpopulationen der Schwäbischen Alb bei Blaubeuren. – Diplomarbeit, Universität Hohenheim, Institut für Zoologie (unveröff.), 165 S.

——, & BÖHMER, J. (in Vorber.): Biotopverbund von Rotwidderchen (Lepidoptera: Zygaenidae) zwischen verinselten Halbtrockenrasen einer ehemals ausgedehnten Kulturlandschaft auf der Schwäbischen Alb bei Blaubeuren-Ulm, Süddeutschland.

LÜTTMANN, J. (1987): Verteilung von Widderchenpopulationen (*Procris statices* L., *Zygaena filipendulae* L., *Zygaena meliloti* ESP.) in einem Lebensraummosaik. – Verh. Ges. f. Ökol., Graz, **15**: 359-364.

MATSUMOTO, K. (1984): Population dynamics of *Luehdorfia japonica* LEECH (Lepidoptera Papilionidae). A preliminary study on the adult population. – Res. Popul. Ecol. **26**: 1-12.

MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie (3. Aufl.). – Heidelberg (Quelle & Meyer), 512 S.

NAUMANN, C. M., RICHTER, G., & WEBER, U. (1983): Spezifität und Variabilität im *Zygaena-purpuralis*-Komplex (Lepidoptera, Zygaenidae). – Theses Zoologicae, Braunschweig (Cramer), Bd. **2**; 263 S., 137 Abb., 4 Karten.

RIESS, W. (1986): Konzepte zum Biotopverbund im Arten- und Biotopschutzprogramm Bayern. – Laufener Seminarbeitr. **10**: 102-115.

SCHMIDT-LOSKE, K. (1992): Raumeinbindung und Biotopnutzung tagfliegender Großschmetterlinge am Beispiel des stadtnahen Naturschutzgebietes Rodderberg südlich von Bonn. – Diplomarbeit, Universität Bonn, Institut für Angewandte Zoologie (unveröff.), 102 S.

SHEPPARD, P M., & BISHOP, J. A. (1974): The study of populations of Lepidoptera by capture-recapture methods. – J. Res. Lepid. **12** (3): 135-144.

SMOLIS, M., & GERKEN, B. (1987): Zur Frage der Populationsgröße und der intrapopularen Mobilität von tagfliegenden Schmetterlingen, untersucht am Beispiel der Zygaenidenarten (Lepidoptera Zygaenidae) eines Halbtrockenrasens. – Decheniana **140**: 102-117

SOUTHWOOD, T. R. E. (1978): Absolute population estimates using marking techniques. – London (Methuen), 524 S.

STEFFNY, H. (1982): Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. – Diplomarbeit, Universität Freiburg, Institut für Biologie I (unveröff.), 174 S.

THOMAS, C. D. (1990): What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes? – Conservat. Biol. **4** (3): 175-183.

Eingang: 12. VI. 1996, 9. XII. 1996

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main, März 1998 ISSN 0723-9912